УДК 598.2:591.174:591.47

А. Н. Цвелых

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕТА ПТИЦ НА УКРАИНЕ

СООБЩЕНИЕ 2. ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

Вивчення польоту птахів на Україні. 2. Дослідження еколого-морфологічних закономірностей. Цвелих О. М.— 5. Розміри тіла і політ птахів. Швидкість польоту алометрично зростає із збільшенням маси тіла до 200—300 г., після чого приріст швидкості припиняється, що зумовлюється різким зменшенням резерва наявної потужності у крупних птахів, викликаючи ряд компенсаційних змін в будові органів польоту. 6. Груповий політ. Запропонована модель оптичного регулювання місця птаха в ряді. Реальне значення кута між птахами, які летять в зграї, співпадає з теоретично прогнозованим; показано, що форма зграї може залежати від умов польоту. 7. Морфолого-екологічний аналіз органів польоту птахів. Комплексний аналіз ступеня розвитку органів польоту на міжвидовому та внутрішньовидовому рівнях дозволив виявити ряд екологічних та еволюційних закономірностей їх будови. Розроблено оригінальний метод морфологічної таксономії птахів по польоту. 8. Форма вершини крила. Порівняння ступеня загостреності крила у популяціях з різною довжиною пролітних шляхів дозволяє визначити географічну приналежність мігрантів. Виявлено значне поширення феномена вікових змін форми крила у птахів, що пояснюється різними стратегіями використання літального апарата молодими та дорослими птахами. У ряду видів виявлено статевий диморфізм в будові крила.

К л ю ч о в і с л о в а: птахи, політ, розміри тіла, груповий політ, органи польоту, вершина крила, Україна.

A Study of Bird Flight in Ukraine. 2. A Study of Ecologo-Morphological Regularities. Tsvelykh A. N.— 5. Body size and bird flight. Flight speed allometricaly increases along with body mass: increase up to 200—300 g, afterwards the flight speed increase disappears due to sharp lack in available power in larger birds connected with numerous compensating changes in flight organs. 6. Group flight. A model of optic regulation of a bird position within flying formation is proposed. Real angle value between bird's position in a flock confinetly coincides with theoretically predicted. 7. Morphologo-ecological analysis of the bird flight organs. A complex analysis of flight organs development at inter- and intraspecific levels allowed establishing a number of ecological and evolutionary regularities in their structure. An original method of morphology-based flight taxonomy is suggested. 8. Wing tip shape. A comparison of wing pointedness in populations with different route lengh allowed establishing the geographic origins of the populations in their migration throught the region. A wing shape age changes are found to be a common phenomenon explained by different flight apparatus use strategy by young and adult birds. Wing structure sexual dimorphism have been found in numerous bird species.

K e y w o r d s: birds, flight, body size, group flight, flight organs, wing tip, Ukraine.

5. Размеры тела и полет птиц. Исходя из законов аэродинамики, считалось, что скорость полета птиц аллометрически возрастает с увеличением размеров. Однако анализ зависимостей скоростей от массы (Цвелых, 1982а) в группах птиц, сходных по биологии, морфологии и близких систематически, но различающихся размерами, показал, что средняя скорость полета возрастает пропорционально массе с показателем степени, близким к теоретически ожидаемому, только до опре-

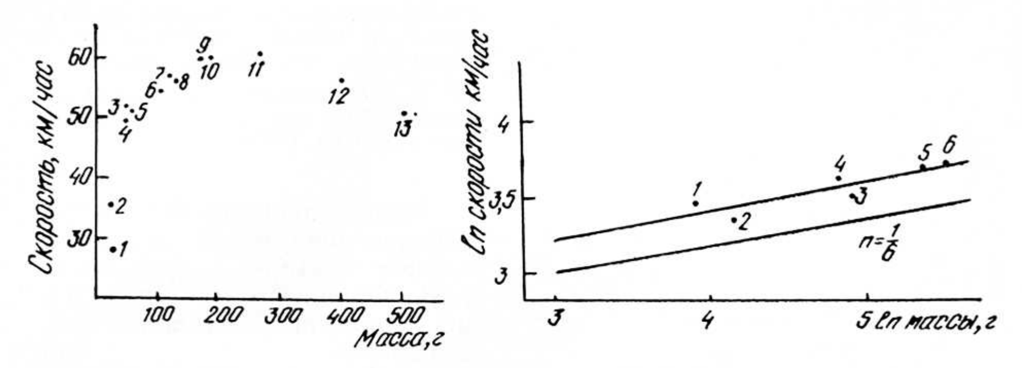


Рис. 1. Зависимость скорости полета от массы у куликов (Цвелых, 1982 а).
Fig. 1. Wader flight speed in relation to the body mass (Tsvelykh, 1982a).

Рис. 2. Зависимость скорости полета от массы тела у крачек, масса которых не превышает «критической» (верхняя линия); угол наклона нижней линии соответствует теоретически ожидаемому (Цвелых, 1982а).
Fig. 2. Tern flight speed related to body mass not exceeding the «critical» level (upper line); inclination angle of lower line conforms a theretically expected (Tsvelykh, 1982a).

деленных пределов (рис. 1, 2). После достижения определенных размеров (масса 200—300 г) прирост скорости прекращается. С большей или меньшей полнотой это явление уже выявлено в группах куликов, крачек, чаек, цапель, соколов и гусеобразных (Цвелых, 1985).

Данное явление обусловлено тем, что у летающих животных необходимая для полета мощность (определяемая законами аэродинамики) растет с увеличением размеров гораздо быстрее, чем физиологически располагаемая. Поэтому резерв мощности, которую птицы могут использовать для полета, снижается с увеличением их размеров (рис. 3). По всей видимости, дефицит резерва мощности начинает ощущаться уже при достижении размеров, превышающих «критические». Поэтому, начиная с этой зоны, дальнейшее увеличение размеров вызывает ряд компенсационных изменений в строении органов полета, а значит и закономерное нарушение геометрического подобия (появление разрезных устройств крыла, замедление возрастания крыловой нагрузки и т. д.). Это обеспечивает крупным птицам возможность полета без увеличения его скорости, которое бы потребовалось, если бы такое подобие сохранялось.

Таким образом, с одной стороны, увеличение скорости полета с увеличением размеров диктуется причинами аэродинамического характера, а с другой стороны, уменьшение резерва располагаемой мощности вызывает закономерное нарушение геометрического подобия и появление структур, обеспечивающих нормальный полет при снижающемся резерве мощности.

6. Групповой полет. Неослабевающий интерес к изучению группового полета птиц во многом поддерживается тем, что на большинство вопросов, касающихся этой проблемы, до сих пор нет окончательных ответов.

Например, до сих пор неизвестно, каким образом достигается феноменальная согласованность маневра в стае птиц, действительно ли утилизируют летящие в диагональном строю птицы энергию вихрей, образующихся от впередилетящих птиц, каковы факторы, влияющие на конфигурацию и другие параметры стаи, и т. д. Поэтому при современном уровне знаний разработка новых теоретических подходов, натурные измерения параметров птичьих стай в различных ситуациях и тщательные визуальные наблюдения могут внести существенный вклад в разрешение этой проблемы.

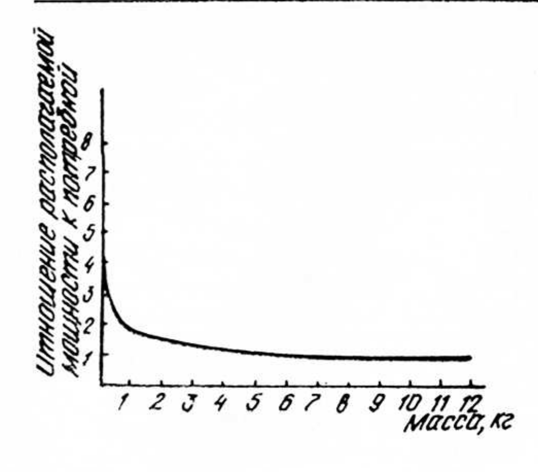


Рис. 3. Зависимость отношения располагаемой для полета мощности к потребной от массы птиц (Цвелых, 1982а).

Fig. 3. Ratio between available and consumed flight power in relation to body mass (Tsvelykh, 1982a).

Модель процесса оптического регулирования места в диагональном строю предложена Л. И. Францевичем (1986). На рис. 4 показано образование диагонального построения группой птиц и ее совместный маневр при изменении курса и скорости полета лидера. Этим же автором были произведены вычисления среднего угла между соседними птицами и направлением полета в стае скворцов (55,8°). Замечательным образом он совпадает с оптимальным углом, предсказываемым теорией (54,7°).

Наблюдения за мигрирующими над сушей и над морем журавлями показали, что форма стаи может зависеть от условий полета (Lepeshcov, Tsvelykh, 1993). Диагональные построения («ключ», «клин») наблюдаются преимущественно при активном горизонтальном полете, а фронтальные («дуга», «шеренга») — при движении между термиками с небольшой потерей высоты.

7. Морфолого-экологический анализ органов полета птиц. Это традиционное и популярное направление в исследованиях полета птиц в достаточной степени получило развитие и на Украине.

Скрупулезный комплексный анализ мускулатуры и иннервации органов полета тетеревинных и фазановых птиц позволил выявить целый ряд закономерностей в эволюционном развитии адаптаций к полету у этих групп. Результаты этого цикла исследований были обобщены в специальной монографии (Сыч, 1985). И хотя значительная часть вопросов, рассматриваемых в этой работе, выходит за круг проблем настоящего обзора, ее вклад в изучение полета птиц представляется весьма весомым.

Анализ строения органов полета жаворонков в связи с приспособлениями к различным формам полета (Есилевская, 1965а, 1965б, 1967, 1968а, 1968б, 1968г, 1969а, 1969б, 1970, 1972, 1981) позволил выявить межвидовые и межполовые различия в их строении и степени развития. Межвидовые различия в органах полета стало возможным объяснить не только различиями в степени миграционной активности, но и особенностями токового полета самцов. Половой диморфизм больше всего проявляется в органах, имеющих существенное функциональное значение, тем сильнее, чем большую работу у самцов выполняют эти органы. У более специализированных видов он выражен сильнее, т. к. обычно связан с более сложными формами поведения.

Измерения органов полета ласточек 6 видов, анализ литературы и сравнение скоростей полета в природе и эксперименте позволили судить о скоростных возможностях полета у представителей этой группы по их морфологическим показателям (Цвелых, 1982б). К таким же выводам привело исследование органов полета, скоростей полета, протяженности миграционных путей и других особенностей летной биологии трех видов вьюрковых птиц (Дядичева, Цвелых, 1990). Это исследование подтвердило выявленную ранее Б. К. Штегманом закономерность увеличения сердечного индекса при специализации к продолжительным полетам и увеличения индекса летательной мускулатуры при специализации к интенсивным кратковременным нагрузкам. В этой же работе

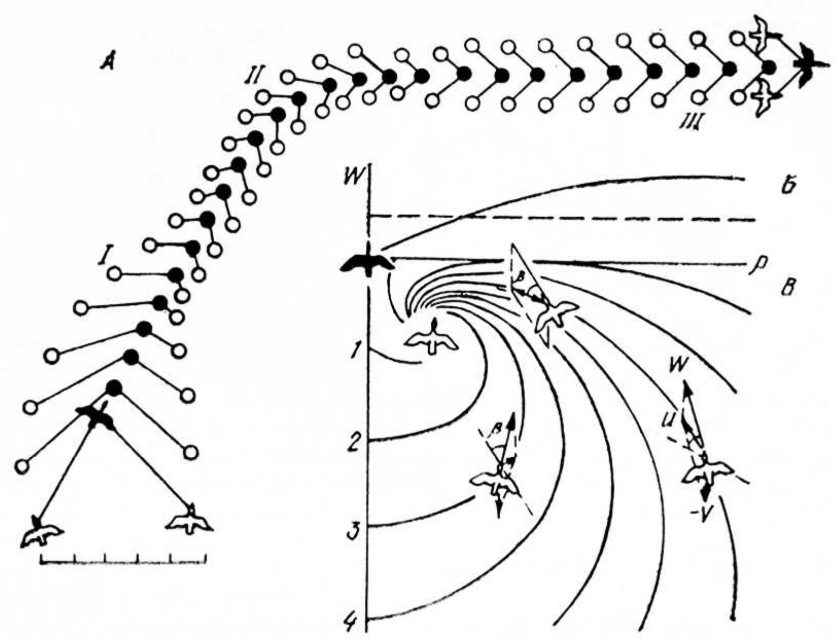


Рис. 4. Модель регулирования места летящей птицы в диагональном строю: *А* — совместный маневр группы (I — прямолинейный полет лидера, II — поворот, III — увеличение скорости лидера); *Б* — зависимость скорости ведомого от расстояния до лидера; *В* — линии перемещений и устойчивое положение ведомых в пространстве за лидером (Францевич, 1986).

Fig. 4. A model of flying bird regulation place in a diagonal formation: *A* — mutual group maneuvre (I — forward bird direct flight, II — turn, III — forward bird speed increase); *Б* — treiling bird speed in relation to distance to forward bird; *B* — lines of movement and constant position in space following forward bird (Frantsevich, 1986).

обнаружена явная связь между формой крыла и степенью развития летательных мышц: при сравнении близких видов птиц более острокрылые виды имеют относительно меньшую массу полетной мускулатуры.

Исследование эколого-морфологических особенностей 16 видов птиц, в разной степени адаптированных к жизни в водной среде, подтвердило не раз высказывавшееся мнение о том, что с увеличением экологических связей птицы с водной средой совершенствуются гидродинамические показатели формы тела и ухудшаются летные свойства (Мордвинов, 1988). При этом происходит постепенное уменьшение общей длины и площади крыла за счет редукции дистальной его части, что улучшает обтекание тела при плавании в толще воды. Сохранение летных качеств при этом поддерживается за счет компенсаторного увеличения проксимального отдела крыла.

Нельзя пройти и мимо попытки морфологической таксономии птиц по полету (Комаров, 991). Для оценки комплекса морфологических адаптаций к полету предлагается использовать систему морфологических монокоэффициентов, интегрируемых впоследствии в общий поликоэффициент. Мерой объединения птиц в грппы служит универсальность адаптаций и степень их влияния на общую конструкцию тела и биологические особенности.

8. Форма вершины крыла. Исследования в области изучения формы вершины крыла у птиц занимают особое место, т. к. большая или меньшая заостренность крыла птицы сильно влияет на общее аэродинамическое сопротивление. Этот показатель может служить тонким индикатором летных нагрузок птицы. Его часто используют в разного рода экологических, морфологических и таксономических работах.

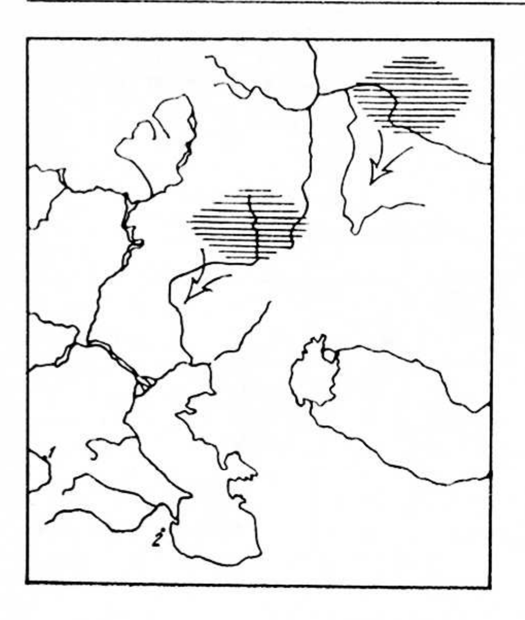


Рис. 5. Вероятные районы гнездования зябликов, зимующих в Западном (*1*) и Восточном (*2*) Закавказье (Цвелых, Маландзия, 1993).

Fig. 5. Likely breeding areas of chaffinch wintering in Western (*1*) and Eastern (*2*) Transcaucasia (Tsvelykh, Malandzia, 1993).

Для оценки степени заостренности вершины крыла птиц необходимо ее цифровое выражение — индекс. Благодаря использованию нового удобного показателя, характеризующего степень заостренности вершины крыла (Цвелых, 1983), украинским исследователям удалось получить ряд оригинальных результатов.

Известно, что птицы, совершающие дальние миграции, отличаются большей степенью заостренности вершин крыльев по сравнению с оседлыми или мигрирующими на близкие расстояния. Эта закономерность называется правилом Сибома. Зная степень заостренности вершины крыла и протяженность миграционных путей у нескольких популяций какого-либо вида, можно, хотя бы в первом приближении, судить о степени перелетности и протяженности миграционных путей у изучаемых популяций. Эти предположения были проверены на примере изучения зябликов Закавказья (Цвелых, Маландзия, 1993). Анализ морфологических показателей зябликов из Западного и Восточного Закавказья показал, что местные популяции на зиму улетают, а на их место прилетают птицы из более северных районов. Сравнение индексов формы крыла популяций с уже известной дальностью миграций с индексами исследуемых групп позволило судить о дальности их перелетов, а для зимующих в Закавказье птиц — и предположить вероятные районы гнездования (рис. 5). Аналогичные подходы были использованы и при изучении зимующих и гнездящихся в определенной местности грачей (Цвелых, Макаренко, 1989; Вакаренко, Цвелых, 1992) и зарянок (Цвелых, 1993).

Феномен возрастных изменений в форме вершины крыла у птиц после постювенильной линьки маховых перьев был известен давно, хотя само явление описано только у небольшого числа видов. Обычно различия в форме крыла молодых и взрослых птиц трактовались как рекапитуляции, т. е. объяснялись повторением формы крыла предковых форм. При исследовании этого явления на зябликах была выдвинута гипотеза, объясняющая эти изменения адаптацией к различным стратегиям в использовании летательного аппарата молодыми и взрослыми птицами (Цвелых, Дядичева, 1986). Большая заостренность дает возможность молодым птицам совершать перелеты большей протяженности или (и) с меньшими энергетическими затратами по сравнению со взрослыми. Проверка этих гипотез на специально подобранном объекте (Цвелых, 1989) показала, что (по крайней мере, для видов, смена полетного оперения которых происходит на втором году жизни, а не сразу после вылета из гнезда), новая гипотеза справедлива. Дальнейшие исследования позволили значительно расширить наши представления о распространении этого явления в классе птиц (Цвелых, Горошко, 1991; Горошко и др., 1992; Tsvelykh, Diadicheva, 1992, Слюсар и др., 1993). Отдельно следует сказать об исследовании изменений фор-

мы вершины крыла в процессе роста маховых перьев у молодых птиц (Єсилевська, 1966). В работе приведены достаточно убедительные аргументы в пользу того, что эти изменения также имеют адаптивный характер (см. также Слюсар и др., 1993).

Зафиксированные у некоторых видов птиц половые различия в форме вершины крыла послужили поводом для исследования возможных причин этого явления (Цвелых, 1992) на модельном виде (береговая ласточка), у которого ожидать выявления половых различий было бы наименее вероятно (отсутствие полового диморфизма в размерах, достаточно большая нагрузка на летательный аппарат во все сезоны, относительно небольшие различия в биологии самцов и самок). Подобно другим видам, самцы оказались достоверно более острокрылыми, чем самки. Анализ возможных различий в летной биологии (и энергетике полета) полов в разные сезоны показал, что ведущей причиной половых различий в форме вершины крыла у ласточек и других моноформных мелких птиц следует считать увеличение весовой нагрузки на крыло у самок в период размножения.

Вакаренко В. И., Цвелых А. Н. Эколого-морфологический анализ грачей, гнездящихся и зимующих в Аскании-Нова // Миграции птиц на территории Украины.— Киев : Наук. думка, 1992.— С. 274—279.

Горошко О. А., Фесенко Г. В., Цвелых А. Н. Возрастные и половые различия в форме вершины крыла у большой синицы // Вестн. зоологии.— 1992.— № 2.— С. 57—60.

Дядичева Е. А., Цвелых А. Н. Морфо-экологический анализ органов полета у вьюрковых // Современная орнитология.— М. : Наука, 1990.— С. 193—198.

Есилевская М. А. Морфо-функциональная характеристика органов полета некоторых жаворонков // Вестник Харьк. ун-та, Сер. биол.— 1965а.— **11 (35)**, вып. 1.— С. 103—105.

Есилевская М. А. Половой диморфизм органов полета некоторых палеарктических жаворонков // Новости орнитологии. Матер. IV Всесоюз. конф.— Алма-Ата : Наука, 1965б.— С. 129—130.

Єсилевська М. А. Вікові особливості літального апарату жайворонків // Екологія та історія хребетних фауни України. К. : Наук. думка, 1966.— С. 147—152.

Есилевская М. А. Половой диморфизм органов полета жаворонков // Орнитология.— 1967.— **8**.— С. 347—350.

Есилевская М. А. Половой диморфизм в скелете жаворонков // Биологическая наука в университетах и пединститутах Украины за 50 лет.— Матер. Межвуз. респ. конф.— Харьков : Изд-во Харьк. ун-та, 1968а. С. 178—180.

Есилевская М. А. Эколого-морфологические различия между двумя близкими видами жаворонков — белокрылым и монгольским // Вестн. зоологии.— 1968б.— № 2.— С. 68—71.

Есилевская М. А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета палеарктических жаворонков : Автореф. дис. канд. биол. наук.— Харьков, 1968в.—26 с.

Есилевская М. А. Особенности методики и некоторые результаты эколого-морфологических исследований семейства жаворонков // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины.— Киев : Наук. думка, 1969а.— С. 43—45.

Есилевская М. А. К морфологическим особенностям, органов полета Alaudidae // Орнитология в СССР. Тез. V Всесоюзной орнит. конф.— Ашхабад, 1969б.— Ч. 2.— С. 224—227.

Есилевская М. А. К систематическому положению солончакового жаворонка (Calandrella cheleensis (Swinhoe) // Вестн. Харьк. ун-та. Сер. биол.— 1970.— **39**, вып. 2.— С. 89—93.

Есилевская М. А. Эколого-морфологические особенности челюстного аппарата и органов полета жаворонков (Alaudidae) // Науч. докл. Высш. шк. Биол. н.— 1972.— № 7.— С. 25—32.

Есилевская М. А. О морфологическом разнообразии в семействе Alaudidae // Экология и охрана птиц: Тез. докл. VIII Всесоюз. орнитол. конф.— Кишинев, 1981.— С. 79—80.

Комаров В. Т. Метод морфологической таксономии птиц по полету // Матер. X всесоюз. орнитол. конф.— Минск, 1991.— Ч. 2.— Кн. 1.— С. 292—293.

Мордвинов Ю. Е. Эколого-морфологические особенности некоторых водоплавающих птиц в связи с полетом и плаванием // Экология моря.—1988.— Вып. 30.— С. 50—54.

Слюсар Н. В., Фесенко Г. В., Цвелых А. Н. Причины возрастных изменений в форме вершины крыла у Sylviidae // Рус. орнитол. журн.— 1993.— **2**.— С. 343—346.

Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц.— Киев : Наук. думка, 1985.— 172 с.

Францевич Л. И. Пространственная ориентация животных.— Киев: Наук. думка, 1986.— 198 с.
Цвелых А. Н. Скорость полета и размеры птиц // Вестн. зоологии.—1982а.— № 6.— С. 67—71.
Цвелых А. Н. Различия в скорости полета у ласточек // Зоол. журн.—1982б.—**61**.— Вып. 5.— С. 742—746.
Цвелых А. Н. Форма вершины крыла птиц и ее оценка // Вестн. зоологии.—1983.— № 6.— С. 54—58.
Цвелых А. Н. Изменение формы вершины крыла в онтогенезе у сороки (проверка двух гипотез) // Журн. общ. биол.—1989.— № 4.— С. 541—544.
Цвелых А. Н. Причины половых различий в строении крыла у птиц со слабовыраженным половым диморфизмом в размерах (на примере береговой ласточки (Riparia riparia) // Рус. орнитол. журн.—1992.—**1**, № 1.— С. 77—84.
Цвелых А. Н. Сезонная смена популяций зарянок (Erithacus rubecula) в Крыму: использование особенностей окраски и исследование заостренности крыла // Там же.—1993.—**2**, № 2.— С. 209—213.
Цвелых А. Н., Горошко О. А. Возрастной диморфизм в форме вершины крыла у деревенских ласточек (Hirundo rustica) // Зоол. журн.—1991.—**70**.— № 7.— С. 87—90.
Цвелых А. Н., Дядичева Е. А. Правило Сибома и поло-возрастные различия в форме вершины крыла у зяблика // Вестн. зоологии.—1986.— № 2.— С. 50—54.
Цвелых А. Н., Макаренко А. Д. Морфометрия грачей из двух разных популяций // Врановые птицы в естественных ландшафтах. Матер. II Всесоюз. совещ.— Липецк, 1989.— Ч. I.— С. 71—72.
Цвелых А. Н., Маландзия В. И. Морфологический анализ зябликов, гнездящихся и зимующих в Западном и Восточном Закавказье // Рус. орнитол. журн.—1993.— **2**, № 4.— С. 00.
Lepeshcov A. V., Tsvelykh A. N. The autumn migration of the Common Crane in Western Crimea // Aquilla.—1993.— N 100.— С. 00.
Tsvelykh A. N., Diadicheva E. A. Age dimorphism in the wing shape of Waders // Waders study Group Bulletin.—1992.— N 65.— P. 19.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 27.06.91

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

К вопросу о современном распространении клинтуха в Киевской области.— В настоящее время, согласно публикации В. М. Грищенко (1992), в Киевской области клинтух, за редким исключением, гнездится значительно севернее Киева. Однако по нашим, далеко не полным данным, он также гнездится и в спелых сосновых лесах вокруг Киева (в Святошинском лесопарковом хозяйстве, охватывающем город с запада и северо-запада, в Дарницком ЛПХ — с востока, в примыкающем с юга ЛПХ «Конча-Заспа»), и южнее его вплоть до Фастова (Боярское лесничество и др.). При этом в 1993 г. в Голосеевском лесу, где преобладают спелые лиственные древостои, и где клинтух сравнительно недавно был обычен (Владышевский, 1969; Мищенко, 1977), этот вид нами не был обнаружен. Следует отметить, что и в спелых дубняках, Святошинского и Дарницкого ЛПХ клинтух также не найден. Рекреационная нагрузка вряд ли является для него лимитирующим фактором, так как рассматриваемый вид устойчив к воздействию рекреации. Мы неоднократно наблюдали гнездящиеся пары клинтухов на участках леса на II и III стадиях рекреационной дигрессии. Так, в вышеупомянутых пригородных лесах, в спелых сосняках двух типов, наблюдалась следующая картина: в свежей дубово-сосновой субори — I ст.—0,07 пар/га, II ст. — 0,15 пар/га, III ст. — 0,12 пар/га; в свежей грабово-сосновой судубраве — 0,11, 0,23 и 0,17 пар/га соответственно. Д. В. Владышевский (1969) также отмечает, что в 1968 г. в Голосеево, когда численность клинтухов была высока, они токовали даже над крышами домов.— **В. А. Костюшин** (Институт зоологии НАН Украины, Киев).